Queue here for mating: waarnemingen over het gedrag van ongepaarde Melittobia wijfjes ten opzichte van een mannelijke soortgenoot

door

J. VAN DEN ASSEM

Zoölogisch Laboratorium R.U. Leiden

ABSTRACT

The sexual dimorphism of *Melittobia* species (Hym.,Eulophidae) is well known: females have a normal eulophid appearance, but males exhibit a number of conspicuous reductions. Moreover, males are in the possession of aberrantly shaped antennae which play an important role in courtship. Courtship behaviour of *Melittobia* species is remarkable, especially because of the complexity of the display and the timing of the female copulation signal (cfr. Van den Assem, 1975).

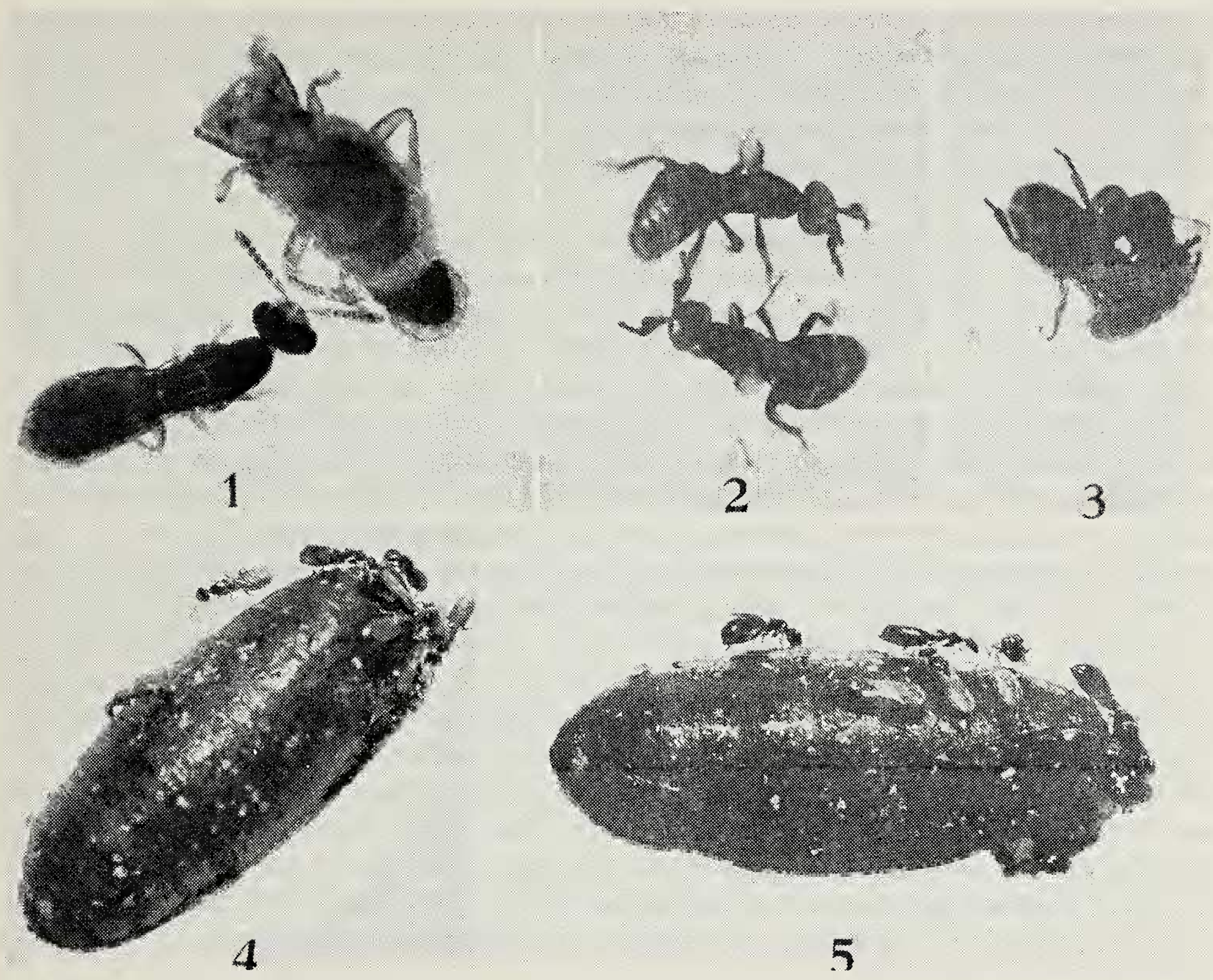
In this paper some reactions of unmated females with respect to a male are described. Such females are attracted to males almost irresistibly as it seems. They crowd around a male especially when he is courting a female already and they take up a position as if awaiting their turn to be attended to.

Egg production of *Melittobia* females starts after an insemination has taken place. Virgin females will lay a single egg (or a few eggs at the most) and then await the emergence of their inevitably male offspring; insemination occurs immediately upon hatching of the new male.

De eulophide *Melittobia acasta* (Walker) (Hymenoptera, Chalcidoidea) is in meer dan één opzicht een uiterst merkwaardig insekt; op deze plaats wil ik iets meedelen over een paar aspecten van het voortplantingsgedrag.

Melittobia's parasiteren op larven en pre-pupae van een groot aantal soorten solitaire bijen en wespen; *Megachile* bijvoorbeeld is een veel bezochte gastheer. Eén gastheer levert als regel vele tientallen *Melittobia*'s op. Het materiaal waarmee ik een kweek heb opgezet stamt uit Losser (Overijssel), het werd ter plaatse verzameld door de heer G. A. Bekke, als parasiet van de vespide *Odynerus spinipes* (Linnaeus). In het laboratorium blijkt *M. acasta* evenwel de poppen van verschillende vliegesoorten als gastheer te accepteren, een eigenschap die ze tot een potentieel geschikt proefdier maakt omdat het nu eenmaal gemakkelijker is te beschikken over grote aantallen poppen van huisvliegen dan over larven van solitaire bijen of wespen. De *Melittobia*-kweek zelf levert maar één probleem op: de soort blijkt zich in het laboratorium zo gemakkelijk voort te planten dat, als niet wordt opgepast, men snel veel te veel van het goede krijgt. *Melittobia*-wijfjes zijn namelijk in staat zich vrijwel overal uit te knagen. Is er eenmaal in een afsluiting een gangetje gemaakt dan stromen ze daaruit bij honderden naar buiten; een kweekpot kan de indruk maken over te koken. Voor onze kweek gebruiken we daarom ouderwetse weckglazen met een geslepen rand, een rubber ring en een klem om het deksel stevig op de pot vast te zetten. Onder andere door het baltsgedrag blijkt *Melittobia acasta* een zeer goed proefdier voor ethologisch onderzoek; naast de pteromaliden *Nasonia* (= *Mormoniella*) *vitripennis* (Walker) en *Lariophagus distinguendus* (Förster) is ze op weg één van onze paradepaarden te worden.

Bij *Melittobia*'s is er sprake van een sterke sexuele dimorfie. Het wijfje ziet er min of meer als een normale eulophide uit: klein en zwartig, en voorzien van vleugels, sprieten, facetogen, enz. (Fig. 1 en 4). De man echter wijkt in vele opzichten van het gebruikelijke type af (Fig. 2 en 3). Hij is bijvoorbeeld vrijwel ongepigmenteerd en daardoor tamelijk doorzichtig. Zelfs zó dat het lijkt alsof zijn kop uitsluitend met vloeistof is gevuld; bij nauwkeurig waarnemen zijn vloeistofstroompjes in de kop te onderscheiden. Kennelijk hierdoor gefrappeerd, en onder de indruk van de ongekende potentie van *Melittobia*-mannetjes — waarover hieronder meer — heeft 't Hart (1975) zich laten verleiden te suggereren dat dit dier tot zelfs in de kop toe sperma



Figuur 1. Een wijfje *Melittobia* opgesteld naast een baltsende man op een tweede wijfje. N.B. Dit is niet de soort *M. acasta* maar een verwant uit Zuid Afrika (ca. 15 ×). Figuur 2 en 3. *Melittobia acasta* mannen, 2: voorspel tot een gevecht, de mannen draaien om elkaar heen; 3: de dieren hebben zich in elkaar vast gebeten (ca. 12 ×). Figuur 4 en 5. Puparia van *Calliphora erythrocephala* waarop zich een groot aantal maagdelijke wijfjes *Melittobia acasta* heeft verzameld. Binnen in het puparium is een mannetje *acasta* uit zijn pop gekropen; de wijfjes zijn bezig zich een weg naar binnen te knagen (5, resp. 6 ×). Photographs 1-3 by J. Simons, 4-5 by G. Piket.

heeft opgeslagen: een volstrekt onbewezen en vrijwel zeker onjuiste stelling, maar toch, gezien de inderdaad uitzonderlijke prestaties, een niet geheel onbegrijpelijke.

Andere eigenaardigheden van de mannetjes betreffen het ontbreken van facetogen, de reductie van de vleugels en het ontbreken van een darmkanaal. Volgens mededelingen in de literatuur kunnen de mannen geen voedsel opnemen. Ze beschikken wel over goedontwikkelde zeisvormige kaken. Het meest opvallende mannelijke kenmerk is ongetwijfeld de afwijkende vorm van de antennen. De schacht is sterk vergroot en vertoont aan het uiteinde een uitholling, de flagel lijkt daarboven er maar zo'n beetje bij te bungelen. Tijdens de balts doen deze antennen dienst als een soort van knijpers, de sprieten van het wijfje worden ermee vastgehouden. Deze functie van de sprieten was niet onbekend. Echter, hoewel er bij herhaling over de balts van *Melittobia* is geschreven (o.a. al door Giraud, 1869, en Malyshev, 1911), is geen der beschrijvingen erg nauwkeurig en soms zelfs onjuist. Op de, naar mijn mening, meest interessante aspecten van de *Melittobia*-balts, namelijk op de veranderingen die ze in het verloop van het vertoon ondergaat en op het tijdstip waarop het wijfje het sein geeft dat ze paringsbereid is geworden, was nooit gewezen. Voor een gedetailleerde beschrijving van het baltsritueel verwijs ik naar Parker & Thompson, 1928, en Van den Assem, 1975. Op een paar interessante bijkomende punten, die bij mijn weten tot *Melittobia* beperkt zijn (al moet ik er ogenblikkelijk aan toevoegen dat van de duizenden soorten chalcididen maar bij een uiterst gering aantal naar

balts en paringsgedrag is gekeken) wil ik hier de aandacht vestigen. Ik doe dit temeer om te laten zien hoeveel genoegen er te beleven valt aan het bestuderen van het gedrag van deze dieren, een mogelijkheid die voor vrijwel iedereen die uit zijn ogen kan kijken is weggelegd, omdat voor dit soort waarnemingen absoluut geen kostbare of ingewikkelde apparatuur is vereist: een eenvoudig vergrootglas is voldoende, al maakt het bezit van een binoculair loupe het werk wel gemakkelijker.

Bij alle confrontaties tussen een mannetje en een vrouwtje bij de chalcididen die ik gezien heb — bij vele tientallen soorten — was het steeds het mannetje dat het wijfje opzocht en vond, er achteraan liep en zich vervolgens in de voor iedere groep kenmerkende baltspositie opstelde. Hóe de wijfjes precies worden gevonden blijft hier onbesproken; bij een aantal soorten reageert de man duidelijk op beweging, bij andere duidelijk op geur, bij weer andere zijn geluids-, of algemener, trillingsprikkels van belang; in vele gevallen zullen combinaties van deze prikkels een rol spelen. Bij *Melittobia* is de gang van zaken in zoverre anders dat hier de wijfjes het mannetje benaderen. Wel niet helemaal uitsluitend, want ook de man heeft een zekere mobiliteit, maar zodra heeft men niet een man in het gezelschap van ongepaarde wijfjes gebracht of ze lopen toe en drommen om hem heen. De man stapt daarna zonder uitstel op een van de wijfjes, loopt erover heen — stapt vaak eerst nog een aantal malen op andere wijfjes over — en maakt duidelijk gebruik van zijn antennen om zich in de juiste baltspositie te manoevreren: kop-staart — kop-staart. In deze positie plaatst hij zijn voorpoten juist achter haar kop, op haar nek: een voor alle *Melittobia*-soorten karakteristieke opstelling. Een wijfje dat copulatiebereid zal blijken te worden, staat na het beklimmen door een man geheel stil en vouwt haar antennen voor haar kopschild samen, schachten omhoog, flagellen omlaag. De man beweegt zijn antennen nu op zo'n manier dat een deel van de flagellen van het wijfje in de uitholling van zijn schachtdelen komen te passen en dan begint hij met het uitvoeren van series klop- en knijpbewegingen met zijn antennen, die worden afgewisseld met strekken van voorpoten, spreiden van de antennen en naar voren bewegen van de achterpoten. (Voor details, zie: Van den Assem, 1975).

Het blijkt vooral een baltsende man te zijn die drommen wijfjes tot zich trekt. Men krijgt dan ook het vermoeden dat juist bij de balts bepaalde geurstoffen in een hogere concentratie dan tevoren, toen het mannetje nog rond liep, vrijkomen. Toegelopen wijfjes drommen om een paar heen. Het is deze gang van zaken die mij de titel voor dit artikel aan de hand deed: queue here for mating. Bij *Melittobia* is de queue echter niet volstrekt gedisciplineerd. De wijfjes staan niet allemaal stil, integendeel, sommige gedragen zich opvallend opdringerig. Zulke dieren lopen om het baltsende paar heen en bekloppen het aan alle kanten met hun antennen. Regelmatig is zelfs te zien dat ze zich tussen het mannetje en het op dat moment door hem bebaltste wijfje in proberen te drukken. Het is in dit opzicht dat de soortsnaam *acasta* een bijzonder goede weergave van de gang van zaken lijkt. Het zou de moeite waard zijn te weten wat precies Walker heeft bewogen deze naam te gebruiken, maar ik heb niets daarover kunnen vinden. Het lijkt aannemelijk dat hij baltsgedrag van *Melittobia* heeft gezien; echter, hij heeft slechts één sexe beschreven en zich daarbij in het geslacht vergist (hij beschreef een mannetje maar dacht, dat hij met een wijfje te doen had).

Al te zeer omstuwd kan een man met zijn baltsvertoon stoppen, hij strekt één of beide achterpoten zijwaarts, als een soort gebaar van afweer; wijfjes kunnen daarmee worden weggeduwd. Hij gaat weer verder als er minder wordt gedrongen, of hij kan op een ander wijfje overstappen. Als de balts al een heel eind is gevorderd (het gehele vertoon neemt minuten in beslag) lijkt ze moeilijker te onderbreken; ik heb nooit gezien dat de man in een late fase van de balts overstapte of wegliep.

Een functie van het baltsvertoon is onder andere een wijfje in een toestand van bereidheid tot paring brengen. Alleen mannen die van dezelfde soort zijn als het wijfje gelukt zoiets: kennelijk is voor het bereidmaken een serie zeer specifieke prikkels nodig. Baltsgedrag is altijd zeer soortskarakteristiek (zie: Van den Assem, 1974).

Het bijzondere van een *Melittobia*-balts is gelegen in de complexiteit en in het tijdstip waarop het wijfje haar bereidheid tot paring kenbaar maakt. Bij alle soorten die ik tot nu toe gezien heb, wordt het wijfje ergens tijdens de behandeling bereid, en ze geeft dit met een signaal te kennen

(Van den Assem, 1974). De man breekt daarop de balts direct af en gaat over tot copulatie. Bij *Melittobia* zijn er een paar belangrijke verschillen. Hier werkt de man altijd een heel bepaald, nogal star — ook in de tijd star — repertoire af. Zijn vertoning wordt met een soort finale besloten en pas op dát moment maakt het wijfje duidelijk of ze wel dan niet paringsbereid is. In het laatste geval stapt de man af en loopt weg (en vervolgt meestal direct met een volgende balts op een ander wijfje); in het eerste geval loopt hij achterwaarts op het wijfje, paart met haar en loopt dan weg; ook in dit geval kan weer een nieuwe balts op een ander wijfje na korte tijd volgen. Hiermee samenhangend doen zich weer een aantal merkwaardige punten voor (bij *Melittobia* is eigenlijk alles merkwaardig); ik zal er enkele van aanstippen.

De sexe-verhouding bij *Melittobia* is zeer ongelijk: door een moederwesp worden slechts enkele onbevruchte (mannetjes-) eieren gelegd naast vele tientallen bevruchte (wijfjes-) eieren. Mannetjes ontwikkelen zich sneller dan de wijfjes, komen eerder uit en gaan elkaar vervolgens te lijf. Met hun zeisvormige kaken bijten ze zich in elkaar vast; het resultaat is het verlies van ledematen, en in vele gevallen zelfs van de kop. Vaak is er maar één overlevende man, waardoor de sexe-verhouding nog veel extremer komt te liggen. De taak van de overwinnaar is nu met alle, later uitkomende, wijfjes te paren. Dit zijn dan meestal zusjes; een zeer hoge mate van inteelt is bij deze dieren regel.

Het tweede punt dat hier direct mee samenhangt is de enorme potentie van een man *Melittobia.* Het aantal wijfjes dat door hem geïnsemineerd kan worden loopt in de vele tientallen. Hij onderscheidt zich daardoor van de andere soorten die ik heb onderzocht, dáár was het aantal mogelijke inseminaties altijd beperkt. Ik kan me niet aan de indruk onttrekken dat het in vele opzichten „rudimentaire" uiterlijk en het leveren van zo'n bovenmaatse prestatie nauw samenhangen: het lijkt alsof bezuinigd is op allerlei „overbodige" attributen, zoals vleugels, vliegspieren, facetogen, met de daarbij horende zenuwbanen en knopen, enz., en of al de op die manier bespaarde materialen en energie geïnvesteerd zijn in geslachtsklieren. Een *Melittobia*-man is wellicht weinig meer dan een paar testes op pootjes met een paringsapparaat van achter en een baltsmechaniek voorop. In ieder geval is zo'n man in staat om het grote aantal wijfjes dat, zolang ze ongepaard zijn, op hem toekomt te bebaltsen en te insemineren. Wel moet men zich afvragen hoe dat allemaal binnen een geparasiteerde gastheer mogelijk is: een bijecocon of, zoals in mijn proeven, een vliegepuparium, is vaak eivol met parasieten; veel ruimte om rond te lopen, laat staan baltsbewegingen uit te voeren, lijkt er niet beschikbaar.

Eenmaal geïnsemineerde wijfjes knagen in de wand van een gastheercocon of -puparium een gaatje, komen erdoor naar buiten en gaan op zoek naar een nieuwe gastheer; mannen blijven steeds achter op de plaats waar zij werden geboren.

Bij vrijwel alle chalcididen die ik op dit punt heb onderzocht (meestal pteromaliden) blijkt de eiproductie onafhankelijk te zijn van het feit of het wijfje gepaard heeft of niet. Een maagdelijk wijfje produceert gemiddeld evenveel eieren als een gepaard wijfje, alleen, in het eerste geval, bestaat de nakomelingschap uitsluitend uit mannen. Bij *Melittobia* ligt ook dit weer anders. Uitsluitend bij gepaarde wijfjes komt de eiproductie op gang (eieren worden in groepjes van soms enkele tientallen op de gastheer afgelegd); onbevruchte wijfjes daarentegen leggen, vaak eerst na dagen wachten, slechts één enkel ei, of hooguit een zeer klein aantal (onbevruchte) eieren. Dan treedt weer een pauze in. De eieren komen ondertussen uit, de larven ontwikkelen zich ten koste van de gastheer en verpoppen na enige tijd. (Bij 25° C duurt een ontwikkelingscyclus van *M. acasta* een dag of 18). Zodra komt een pop niet uit of het wijfje paart met de nieuwe man, een moeder-zoon verbintenis dus. De eiproductie van het wijfje komt daarna op slag op gang: binnen een etmaal kunnen nu vele tientallen eieren worden gelegd (op dezelfde gastheer als waarop de mannetjes zich hebben ontwikkeld, de gastheer is door deze kleine aantallen nog lang niet volledig geëxploiteerd; na een goede *Melittobia*-aantasting rest er van een gastheer niets dan een leeg velletje).

In mijn kweek, waarbij ik poppen van de vlieg *Calliphora erythrocephala* (Meigen) als gastheer gebruik, kon ik een opmerkelijk verschijnsel waarnemen dat nog eens de geweldige aantrekkelijkheid van een mannetje voor ongepaarde wijfjes illustreert. Een *Melittobia* wijfje prikt met haar legboor door de pupariumwand heen en legt haar eieren binnen het puparium, op

de vliegepop zelf, af. Mannelijke nakomelingen ontwikkelen zich hier dus buiten het directe tactiele bereik van een ouderdier. In het geval van een maagdelijk wijfje vinden we na het leggen van de eerste paar eieren weer een wachttijd, maar zodra is niet een man uit zijn pop gekropen (nog binnen het vliegepuparium dus) of ongepaarde wijfjes buiten verzamelen zich op zo'n puparium. Figuur 4 en 5 geven zo'n geval weer. In een bepaald kweekpotje waren een aantal maagdelijke wijfjes op een aantal *Calliphora*-poppen gezet, 50 *Melittobia*'s op 150 puparia. Op een goed moment liepen er 35 wijfjes op één bepaald puparium, ze leken er als door een magneet naar toe getrokken. Met een pincet was dit puparium met wijfjes en al zonder moeite uit de kweekpot te lichten. Bij openmaken bleken er 3, kennelijk pas uitgekomen, mannetjes in aanwezig.

Een mannetje *Melittobia* blijft zijn leven lang binnen een vliegepuparium, hij knaagt nooit een gat naar buiten. Maagdelijke wijfjes echter, die buiten op een puparium de aanwezigheid van een mannetje binnenin gewaarworden, beginnen in zo'n geval te knagen; er ontstaat een gaatje waardoor ze naar binnen kruipen. Meestal is er één knaagster tegelijk bezig die frequent door andere wachtende wijfjes wordt afgelost. Is het gat groot genoeg dan gaan de wijfjes naar binnen en een paring volgt spoedig. Het is wel zeker dat bij deze gang van zaken bepaalde chemische prikkels (veelal feromonen genoemd) een grote rol spelen.

Mijn bedoeling is niet uitsluitend geweest om de lezer een, naar ik hoop, onderhoudend verhaal te bieden. Ik heb veeleer de bedoeling, zoals ik boven al schreef, belangstelling te wekken voor een groep insekten waaraan, hier te lande althans, nauwelijks aandacht wordt geschonken. Ik denk niet dat er in Nederland meer dan een dozijn (beroeps- en amateurentomologen bijeen genomen) lieden is dat zich met chalcididen bezighoudt. Tevens echter probeer ik met deze bijdrage een zekere mate van eigenbelang te dienen. Voor mijn vergelijkende onderzoek van de balts van *Melittobia*'s zou ik graag over meer *acasta*-materiaal beschikken dan van één vindplaats in Nederland. Een ieder die dit interessante beest ooit aantreft zou me dan ook een groot plezier doen met enkele (levende) exemplaren.

Er kunnen in dit verband misschien een paar vragen rijzen. Hoe kan men er zeker van zijn met *Melittobia*'s te doen te hebben? Het herkennen van ♀♀ is buitengewoon moeilijk (zonder gebruik te maken van baltskenmerken kan ik het ook niet). Echter, kleine zwarte parasitaire wespjes die worden aangetroffen in een cocon van een solitaire vespide, bijesoort of graafwesp — en dan meestal in aanzienlijke aantallen bijeen — maken een heel goede kans *Melittobia*'s te zijn. Men kan vrijwel zeker van hun identiteit zijn als er ook mannen worden aangetroffen (wat vaak het geval zal zijn): deze weinig gepigmenteerde individuen waarvan de vleugels gereduceerd zijn en de antennen zo'n merkwaardige vorm vertonen, zijn onmiskenbaar. Vervoeren en opsturen van *Melittobia*'s hoeft weinig problemen te geven. Ik gebruik daartoe kleine stukjes slang van soepel plastic van een centimeter of drie lengte en met een diameter (buitenmaats) van ongeveer een centimeter. Een geparasiteerde cocon past daar in, de uiteinden van het stukje slang worden met watteproppjes afgesloten en het geheel kan zo in een envelop. Het soepele plastic voorkomt dat de zending onderweg wordt plat gedrukt.

LITERATUUR

Assem, J. van den, 1974. Male courtship patterns and female receptivity signal of Pteromalinae, with a consideration of some evolutionary trends and a comment on the taxonomic position of Pachycrepoideus vindemiae. *Neth. J. Zool.* 24: 253—278.

————————, 1975. Temporal patterning of courtship behaviour in some parasitic hymenoptera, with special reference to Melittobia acasta. J. *Ent.* (A) 50: 137—146.

Giraud, F., 1869. Note biologique sur la Melittobia Audouini. - *Annls Soc. ent. Fr.* 9: 151—156.

Hart, Maarten 't, 1975. Feminisme en de tirannie van de biologie. *De Gids* 138 (5—6): 312—321.

Malyshev, S. I., 1911. Zur Biologie der Odynerus-Arten und ihrer Parasite. *Hor. Soc. ent. ros.* 40 (2): 1—58. (In het Russisch, met een Duitse samenvatting).

Parker, H. L. & W. R. Thompson, 1928. Contribution à la biologie des chalcidiens entomophages. *Annls Soc. ent. Fr.* 97: 425—465.

Walker, F., 1839. Soortsbeschrijving van „Cirrospilus Acasta", in: *Monog. Chalciditum* 1, p. 328.